Краснобаева З. Н., Степанченок-Рудник Г. И., Гроховская И. М. Исследование гомогенатов органов и гемолимфы кровососущих клещей методом электрофореза // Мед. паразитол.— 1971.— **40**, № 6.— С. 704—708.
Степанченок-Рудник Г. И., Гармаев А. П., Гроховская И. М. Изучение белкового спектра органов напитавшихся и голодных клещей Hyalomma dromedarii методом электрофореза в полиакриламидном геле // Там же.— 1975.— **44**, № 4.— С. 443—437.
Филиппович Ю. Б., Егорова Т. А., Севастьянова Г. А. Практикум по общей биохимии.— М. : Просвещение, 1975.— 318 с.
Филиппович Ю. Б., Щеголева Л. И. Исследование растворимых белков тканей тутового шелкопряда Bombyx mori L. методом электрофореза в полиакриламиднсм геле // Докл. АН СССР.— 1967.— **174**, № 1.— С. 240—242.
Bruce W. A., Chiesa F., Marcheffi A., Griffiths D. A. Laboratory feeding of Varroa jacobsoni Oudemans on natural and artifical diets (Acari : Varroidae) // Apidologie.— 1988.— **19**, N 2.— P. 209—217.
Cons L. B., Rosell-Davis R. The relationship between feeding vitellogenin production and vitellogenesis in the tick Dermacentor variabilis // Proc. 18th Intern. Congr. Entomol., Vancouver, July 3—9, 1988.— P. 263.
Davis B. J. Disk electrophoresis I. Method and application to human serum proteins // Ann: N. Y. Acad. Sci.— 1964.— **121**.— P. 404—428.
Li Shao-wen, Yang Qien-mai, Meng Yu-pin, Chang J. T. at al. Studies on the haemolimph protein of two species of honeybees, Apis mellifera and A. cerana // Acta entomol. Sinica.— 1982.— **25**, N 2.— P. 321—330.
Ornstain Z. Disk electrophoresis. I. Background and theory // Ann. N. Y. Acad. Sci.— 1964.— **121**.— P. 185—190.
Rosell-Davis R., Cons L. B. Purification and characterization of vitellin from the eggs of Dermacentor variabilis // Proc. 18th Intern. Congr. Entomol., Vancouver 3—9 July, 1988.— P. 143.
Tewarson N. C. Immunologische Untersuchungen fur Eruahrung und Fortpflanzung von Varroa jacobsoni // Diagnose und Terapie der Varroatose.— Intern. Sympos. uber Bienenbiologie, Oberrusel 19.9—1.10 1980.— Apimondia.— Verlag : Bukarest.— 1981.— S. 39—47.
Tewarson N. C., Engels W. Undigestiol of nonhost proteins by Varroa jacobsoni // Apimologie.— 1982.— **21**. N 4.— P. 222—225.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена АН УССР (Киев)
Получено 17.03.89

УДК 595.422:591.5

И. В. Пилецкая, С. Г. Погребняк

ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ КЛЕЩЕЙ VARROA JACOBSONI В ТРУТНЕВОМ РАСПЛОДЕ МЕДОНОСНЫХ ПЧЕЛ

В настоящее время широко распространен один из способов борьбы с варроатозом — удаление трутневого расплода, более предпочитаемого паразитом, чем пчелиный расплод. В связи с этим представляют практический интерес вопросы пространственного и количественного распределения клещей в расплоде, возможная зависимость их распределения от микроклиматических условий гнезда.

На характер распределения клещей в расплоде существуют самые противоречивые точки зрения. Так, Фремут (Fremuth, 1984) связывает распределение клещей в расплоде с наружной температурой и утверждает, например, что в разгар лета *Varroa* предпочитает самые кромочные участки, а в более холодное время — центр гнезда. Сальченко (1972), Полтев (1973), Докторов и др. (1980) полагают, что самки *Varroa* чаще откладывают яйца в ячейки с расплодом, расположенные по краям и в нижней части сотов (в сильно зараженных семьях), где по сравнению с центром гнезда температура более благоприятна для их развития. По подсчетам этих авторов 48—80 % всех клещей, находящихся в трутневом расплоде, собираются на крайних сотах. По наблюдениям Артеменко и Сабадина (1983), Ветловой и Гапоновой (1984), на трутневых сотах наибольшее число клещей скапливается в зонах с самой стабиль-

ной температурой, расположенных в верхней предлетковой и срединной части сота. И наконец, Ланге с соавторами (1978) полагают, что распределение клещей в расплоде случайное, но гнездное (групповое).

В нашей работе мы использовали несколько методов статистической обработки результатов с целью более доказательного определения закономерности распределения клещей в трутневом расплоде при различном расположении расплода в гнезде пчел.

Материал и методики. Материал был собран на экспериментальной пасеке Института зоологии им. И. И. Шмальгаузена АН УССР. Пробы трутневого расплода взяты в течение недели из двух одинаковых по силе семей с примерно равной степенью заражения клещами. Из гнезд пчел были изъяты различные участки с трутневым расплодом: трутневый сот в центре гнезда, трутневые сотики в центре двух рамок, «пирог» в нижней части рамки, кромочный угол с трутневым расплодом. В каждой вскрытой ячейке трутневого расплода были подсчитаны самки-основательницы клещей. Случаи наличия пяти и больше самок объединены под определением «пять самок». Координаты ячейки описывают ее положение относительно краев рамки. Полученные данные были использованы для построения схем распределения клещей и дальнейшей математической обработки данных. Расчеты выполнялись по традиционным методикам с использованием авторских программ для персонального компьютера и программирующегося калькулятора.

Результаты и обсуждение. Исходным материалом для количественного и пространственного распределения клещей послужили восемь выборок, пронумерованные нами N 1—8, из которых N 1 и 2; N 3 и 4; N 6 и 7 представляют собой две стороны одного и того же участка расплода. Схемы, отражающие распределение клещей в каждой отдельно взятой выборке, представлены на рис. 1—5, результаты первичной статистической обработки и сравнение теоретических частот распределения Пуассона с практическими отражены в табл. 1, результаты корреляционного анализа — в табл. 2.

Распределение количества самок-основательниц в ячейках расплода в пяти выборках из восьми (N 1, 3, 5, 6, 7) согласуется с распределением

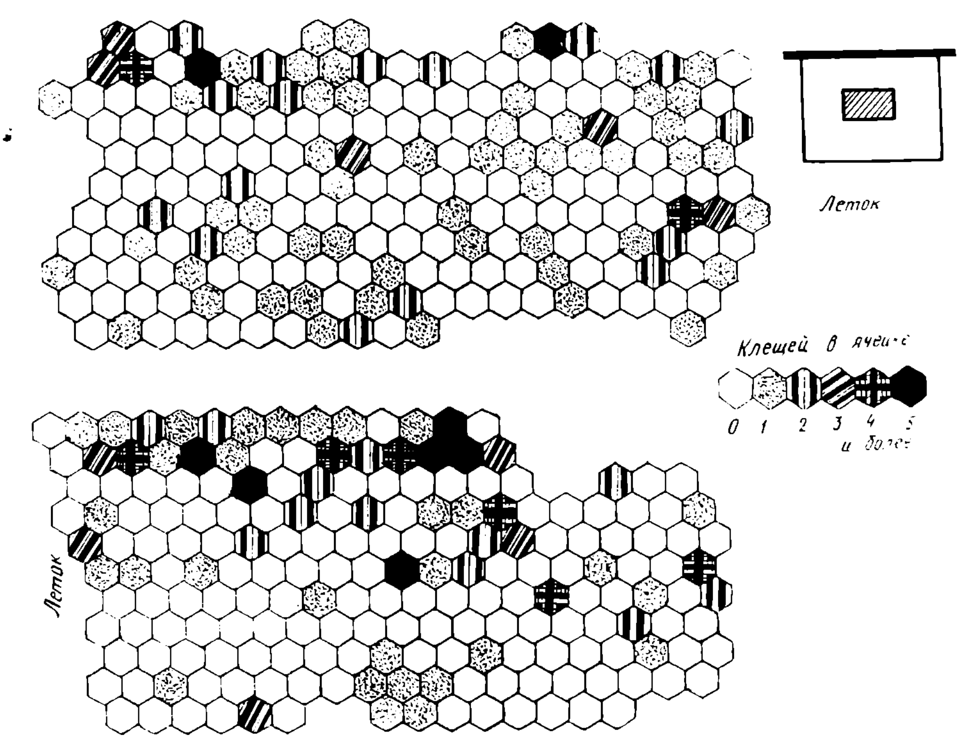


Рис. 1. Схемы заселения клещами трутневого расплода, выборки № 1 (верхняя) и 2 (нижняя).

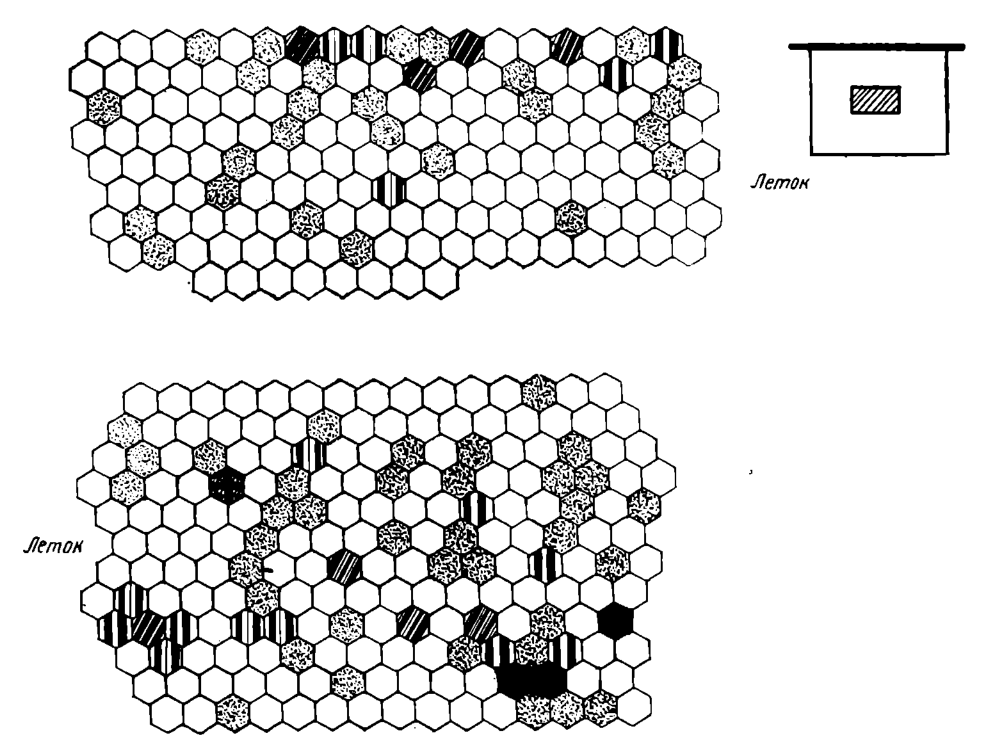


Рис. 2. Схема заселения клещами трутневого расплода, выборки № 3 (верхняя) и 4 (нижняя).

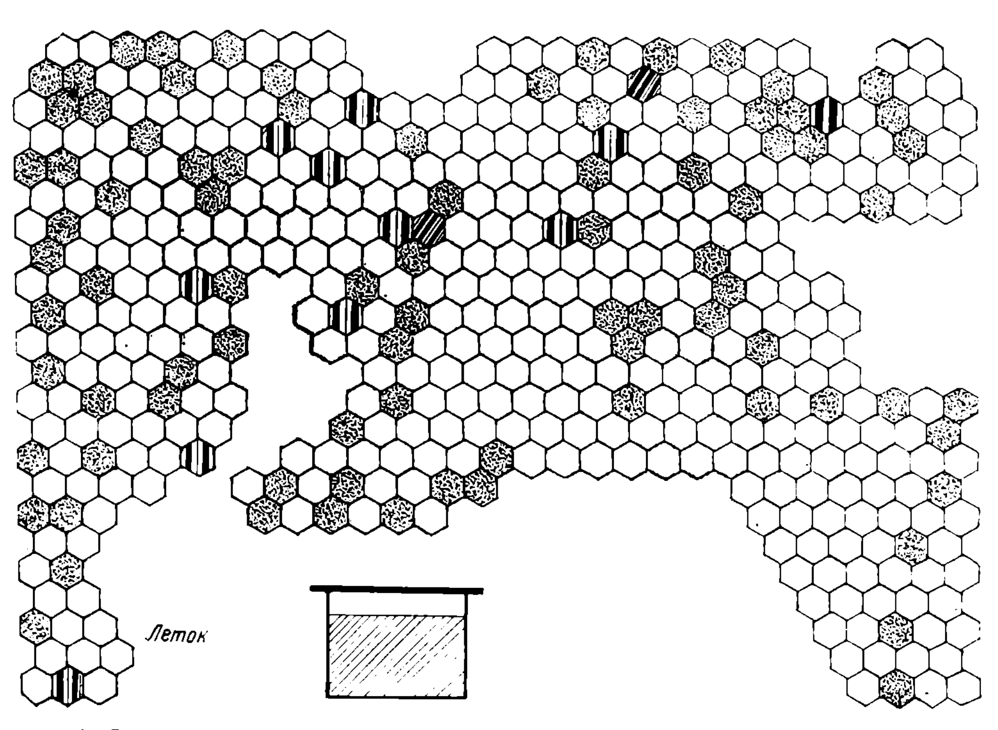


Рис. 3. Схема заселения клещами трутневого расплода, выборка № 5.

Рис. 4. Схема заселения клещами трутневого расплода, выборка № 6 (верхняя) и 7 (нижняя).

Пуасона, то есть не отличается от случайного. Поэтому отличия от Пуассоновского распределения в выборках N 2, 4, 8 мы трактуем не как закономерность, а как тенденцию, которая такова: ячеек, занятых одним клещом, меньше, чем можно было бы ожидать при случайном распределении, соответственно больше незаселенных ячеек и содержащих 3—5 клещей. Другими словами, прослеживается тенденция к объединению клещей в группы. Этот вывод подтверждается тем, что сигма превышает среднюю арифметическую во всех выборках (в табл. 1 это отражено в коэффициенте вариации — он во всех случаях больше 100 %), а также тем, что при объединении всех данных в одну выборку отличие от распределения Пуассона достоверно (табл. 3).

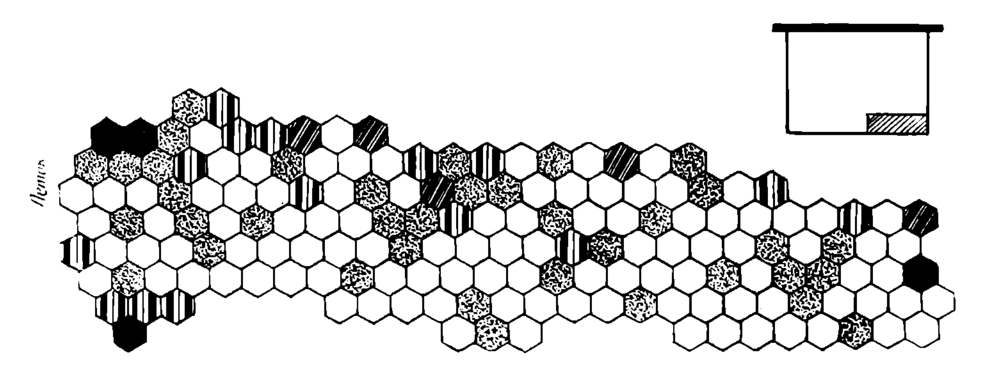


Рис. 5. Схема заселения клещами трутневого расплода, выборка № 8.

Таблица 1. Результаты первичной статистической обработки и сравнения по критерию хи-квадрат теоретических и практических частот распределения выборок N1—8

	N1			N2			N3			N4		
1	0	123	113	0	135	104	0	123	117	0	139	123
	1	55	65	1	30	64	1	26	35	1	37	57
	2	14	19	2	12	20	2	5	5	2	11	13
	3	5	4	3	4	4	3	4	0.5	3	4	2
	4	2	0.5	4	6	0.6	4	0	0.04	4	1	0.2
	5	2	0.06	5	6	0.08	5	0	0.003	5	3	0.02
2	201			193			158			195		
3	0.577±0.065			0.622±0.088			0.304±0.052			0.4620±0.066		
4	0.388			0.301			0.221			0.287		
5	160			196			215			201		
6	8.062 (2)			**57.884** (2)			4.778 (1)			**10.038** (1)		

	N5			N6			N7			N8		
1	0	353	351	0	193	190	0	190	182	0	103	88
	1	86	89	1	78	79	1	45	56	1	37	55
	2	11	Ц	2	10	16	2	10	9	2	15	17
	3	2	0.9	3	7	2	3	1	0.9	3	5	4
	4	0	0.06	4	0	0.2	4	1	0.07	4	0	0.6
	5	0	0.003	5	0	0.02	5	1	0.003	5	4	0.07
2	452			288			248			164		
3	0.252±0.024			0.413±0.040			0.310±0.043			0.622±0.082		
4	0.219			0.330			0.234			0.372		
5	204			164			216			168		
6	0.202 (1)			0.142 (1)			3.431 (1)			**12.698** (2)		

Примечание. 1 — варианты количества клещей в ячейках (первая колонка), практические (вторая колонка) и теоретические (третья колонка) частоты распределения Пуассона; 2 — выборка (количество ячеек, занятых расплодом); 3 — средняя арифметическая и ошибка средней (интенсивность заражения клещами); 4 — плотность заселения (отношение количества заселенных ячеек к общему количеству ячеек в расплоде; экстенсивность заражения); 5 — коэффициент вариации (%); 6 — значения критерия хи-квадрат и степени свободы (подчеркнутые больше табличных — распределение не соответствует Пуассоновскому).

Что касается пространственного распределения, то оно настолько же слабо отличается от равномерного, насколько количественное — от случайного. В выборках, где неравномерность распределения выявлена наиболее существенно, коэффициенты корреляции между координатами ячейки и количеством в ней клещей (признаки 1—3, 2—3), а также между координатами и наличием в ячейке клещей (признаки 1—4, 2—4) с трудом превышают 0.300. Тем не менее на основании и такого материала можно предложить некоторые обобщения.

Во-первых, увеличение значения коэффициента корреляции между координатой и количеством клещей в ячейке всегда сопровождается увеличением корреляции этой же координаты с наличием клещей. Корреляция между упомянутыми коэффициентами (признаки 23—24, 13—14 в табл. 4) превышает +0.900. Это означает, что образование групп клещей не связано со «стремлением» образовывать группы, а соответствует локальной концентрации клещей на участке расплода.

Во-вторых, анализ корреляционных матриц каждой отдельной выборки (табл. 2) и объединенных выборок (табл. 3) дает повод говорить о том, что существует тенденция увеличения количества занятых клещами ячеек в верхней части расплода. Однако при объединении выборок в одну тенденция не сохраняется. С учетом того, что расположение расплода различное, а для расчетов были использованы абсолютные координаты ячеек, то есть относительно краев рамки, можно сделать вывод, что пространственное распределение клещей не зависит от рас-

4 0—1401

Таблица 2. Результаты корреляционного анализа выборок N1—8

	N1				N2		
	2	3	4		2	3	4
1	—.069	.028	.055	1	.190	—.002	—.042
2		—.256	—.181	2		—.371	—.342
3			.790	3			.783
	N3				**N4**		
	2	3	4		2	3	4
1	—.007	.085	.040	1	—.043	.070	.096
2		—.374	—.320	2		.168	.090
3			.874	3			.785
	N5				**N6**		
	2	3	4		2	3	4
1	.092	—.085	—.088	1	.057	.194	.106
2		—.109	—.101	2		—.179	—.179
3			.874	3			.870
	N7				**N8**		
	2	3	4		2	3	4
1	—.142	—.045	.019	1	.056	—.158	—.152
2		—.021	.034	2		—.266	—.269
3			.840	3			.774

Примечание. 1 — горизонтальная координата; 2 — вертикальная координата (отсчет сверху вниз); 3 — количество клещей в ячейке; 4 — наличие/отсутствие клещей в ячейке (1/0).

положения расплода на рамке. Практическое отсутствие корреляции горизонтальной координаты с заселением ячеек расплода клещами (как в каждой отдельной выборке, так и в выборках N 13 и N 14, объединяющих варианты, для которых леток расположен соответственно справа и слева) свидетельствует об отсутствии положительной или отрицательной ориентации клещей на леток. Другими словами, в масштабах улья неоднородностей пространственного распределения клещей нет, в масштабах участка трутневого расплода имеет место тенденция к неоднородности, описанная выше.

Отсутствие существенно выявленных закономерностей подтолкнуло нас к дополнительному анализу связей между результатами первичной статистической обработки и результатами последующего корреляционного анализа. Итоги такого подхода следующие. Во-первых, корреляция между величиной выборки и интенсивностью заражения (табл. 4 признаки 5—6), выборкой и экстенсивностью (признаки 5—7) существеннее, чем корреляция, которую мы наблюдали при предыдущем анализе пространственного и количественного распределения. Другими словами, размер расплода существеннее влияет на характер заражения: чем меньше участок, занятый расплодом, тем больше ячеек занято клещами и тем чаще образуются группы клещей. Во-вторых, высока и положительна корреляция между экстенсивностью и интенсивностью заражения (табл. 4 признаки 6—7), что дополнительно подтверждает уже сделанный раньше вывод о том, что образование групп клещей является, скорее всего, следствием увеличения плотности заселения расплода. В-третьих, коэффициент корреляции между наличием и количеством клещей в ячейке (табл. 2, 3 признаки 3—4) отражает количественную однородность заселения расплода. Этот коэффициент был бы равен +1

Таблица 3. Результаты первичной статистической обработки, сравнения по критерию хи-квадрат теоретических и практических частот распределения, а также корреляционного анализа объединенных выборок N9—14

№ 9	2	3	4
1	.274	.088	.057
2		—.014	.012
3			.803

№ 10	2	3	4
1	.056	.012	.007
2		—.319	—.258
3			.770

№ 9			
1	0	1359	1255
	1	394	520
	2	88	108
	3	32	15
	4	10	2
	5	16	0.1
2			1899
3			0.414±0.019
4			0.284
5			198
6			140.678 (2)

N11	2	3	4
1	—.043	.061	.065
2		.035	—.027
3			.812

N12	2	3	4
1	—.027	.081	.063
2		—.104	—.084
3			.857

N13	2	3	4
1	—.293	.037	.064
2		—.127	—.105
3			.826

N14	2	3	4
1	—.294	.110	.050
2		—.102	.001
3			.779

Примечание. Выборка 9 — объединение всех восьми выборок; выборка 10 — объединение выборок N1, 2; выборка 11 — объединение выборок N3, 4; выборка 12 — объединение выборок N6, 7; выборка 13 — объединение выборок N1, 3, 7; выборка 14 — объединение выборок N2, 4, 6; обозначения как в табл. 1 и 2.

в «идеальном» случае — всегда один клещ в ячейке. Отметим значительную корреляцию между указанным коэффициентом и размером выборки (табл. 4 признаки 34—5), интенсивностью (признаки 34—6), экстенсивностью (признаки 34—7) поражения расплода. Уменьшение размера расплода ведет к уменьшению однородности распределения клещей, уве-

Таблица 4. Результаты корреляционного анализа некоторых статистических параметров и коэффициентов корреляции выборок N1—8

	5	6	7	23	24	13	14
6	—.589						
7	—.406	.849					
23	.281	—.315	—.213				
24	.306	—.390	—.254	.973			
13	—.088	—.146	.021	.073	.054		
14	—.155	—.211	—.031	.334	.368	.902	
34	.719	—.888	—.680	—.002	.052	.210	.095

Примечание. 5 — величина выборки; 6 — средняя арифметическая (интенсивность заражения); 7 — плотность заражения клещами (отношение количества заселенных ячеек к общему их числу, экстенсивность); 23 — коэффициент корреляции между вертикальной координатой и количеством клещей в ячейке (признаки 2, 3 предыдущей таблицы); 24 — коэффициент корреляции между вертикальной координатой и наличием клещей в ячейке (признаки 2, 4); 13 — коэффициент корреляции между горизонтальной координатой и количеством клещей в ячейке (признаки 1, 3); 14 — коэффициент корреляции между горизонтальной координатой и наличием клещей в ячейке (признаки 1, 4); 34 — коэффициент корреляции между количеством и наличием клещей в ячейке (признаки 3, 4).

личению интенсивности (в большей степени), увеличению экстенсивности (в меньшей степени) поражения расплода. То есть предыдущие наши выводы подтверждаются еще раз.

Некоторые выводы нашего исследования согласуются с результатами других авторов, не использовавших математическую обработку для подтверждения своих обобщений. Скопления клещей в ячейках обнаруживали Де Джонг и Морс (1984), указывая на стремление *Varroa* проникать в уже занятые другими клещами ячейки. Авторы полагают, что это является определенным механизмом сокращения частоты инбридинга между особями нового поколения. Причем в ячейках пчелиного расплода бывает мало таких «группировок» клещей. По нашему мнению, такие скопления не связаны с защитой от инбридинга, а зависят от величины расплода. К такому выводу могли прийти и авторы названной работы, так как они отмечают отсутствие группировок клещей в пчелином расплоде, который занимает в семье значительно большую площадь. На обратную зависимость между площадью расплода и экстенсивностью инвазии указывают также Мельник и Муравская (1981), Фуш (Fuch, 1986). В работе Фуша (Fuch, 1986) было проведено сравнение количественного распределения клещей с распределением Пуассона. По данным этого автора случайное распределение не подтверждается, а отклонения от случайного распределения такие же, как и те, что получены нами на трутневом расплоде. Представляет несомненный интерес также вывод упомянутого автора о том, что интенсивность инвазии повышается с увеличением возраста расплода.

Таким образом, при анализе количественных показателей заражения клещами *Varroa jacobsoni* трутневого расплода пчел выявлена тенденция к образованию групп клещей в одной ячейке. Эта тенденция связана, по мнению авторов, с локальными увеличениями плотности заселения расплода клещами и усиливается при уменьшении размера расплода. При анализе пространственного распределения клещей не выявлены какие-либо закономерности в масштабе гнезда. Ориентация на леток при заселении расплода не обнаружена. Выявлена тенденция увеличения плотности и интенсивности заражения верхней части участка расплода, незначительно усиливающаяся при уменьшении размера расплода. Обе упомянутые тенденции тесно связаны с величиной участка трутневого расплода и нивелируются при определенном его увеличении.

Артеменко Л. П., Сабадин В. М. Некоторые вопросы эпизотологии варроатоза и биологии клеща Varroa jacobsoni // Технология производства продуктов пчеловодства.— М. : Колос, 1980.— С. 185—189.

Ветлова И. В., Гапонова В. С. Распределение клещей на соте и тепловой режим // Пчеловодство.— 1984.— № 9.— С. 18—20.

Де Джонг Д., Морс Р. А. Распространение Варроа Якобсони в расплодных сотах и его влияние на развитие пчелиных семей // Апиакта.— 1984.— № 2.— С. 61.

Докторов Ю. С., Голоскоков В. Т., Степочкин А. П., Лазарев В. В. Некоторые данные по варроатозу пчел // Профилактика и ликвидация болезней домашних животных и птиц.— Ульяновск, 1980.— С. 29—34.

Ланге А. Б., Нацкий К. В., Таций В. М. Определение степени пораженности пчел варроатозом // Пчеловодство.— 1978.— № 3.— С. 25.

Мельник В. Н., Муравская А. И. Соты с трутневыми ячейками и варроатоз // Ветеринария.— 1981.— № 4.— С. 50—51.

Полтев В. И. Еще о варроатозе // Пчеловодство.— 1973.— № 5.— С. 27—29.

Сальченко В. Л. Гамазовый клещ Varroa jacobsoni (Oudemans, 1904) — паразит медоносной пчелы на Дальнем Востоке и изыскание эффективных средств борьбы с ним : Автореф. дис. ... канд. вет. наук.— М., 1972.— 28 с.

Fremuth W. Populatinsdinamik von Varroa jacobsoni Oudemans 1904 in standardisierten bienenvolkern von Apis mellifera L. im Beobachtungszeitraum von Juni — October 1983 // Dopl. Arb. Uni. Hohenheim.— Tübingen, 1984.— 108 p.

Fushs S. The distribution of Varroa jacobsoni on honey bee brood comps and withing brood cells as a consequence of fluctuating infestation rates // Proc. of the Europ. Expert's Group Meeting.— Bad Homburg, 1986.— P. 1—4.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена АН УССР (Киев)
Получено 24.04.89